CONSIDERACIONES SOBRE LOS METRIORHYNCHIDAE (CROCODILIA, MESOSUCHIA): SU ORIGEN, TAXONOMIA Y DISTRIBUCION GEOGRAFICA

ZULMA B. DE GASPARINI *

INTRODUCCION

Los más antiguos Crocodilia son los integrantes del suborden Protosuchia, registrados en sedimentitas del Triásico superior de América del Norte (Brown, 1933; Colbert y Mook, 1951), de América del Sur (Bonaparte, 1967, 1971), de Africa (Broom, 1904; Nash, 1968; Bonaparte, 1972) y probablemente de Inglaterra (Kermack, 1953-54) y China (Simmons, 1965, no visto). La amplia distribución geográfica de estos cocodrilos continentales es coincidente con el cosmopolitismo que exhiben otros tetrápodos en ese Período (Bonaparte, 1970; Colbert, 1973; Cox, 1973).

A partir del Jurásico, un nuevo nivel crocodiliano, los integrantes del suborden Mesosuchia, se diversificó morfológicamente e invadió nuevos nichos ecológicos. Curiosamente, los más antiguos registros de Mesosuchia son los cocodrilos adaptados a la vida en el mar. Ellos son los Teleosauridae del Lias de América del Sur y Europa (Chong y Gasparini, 1972; Huene y Maubeuge, 1952). Sin embargo, durante el resto del Jurásico no sólo vivieron cocodrilos marinos (Teleosauridae, Metriorhynchidae) sino también otros continentales (Atoposauridae). A fines del Jurásico declinan las formas marinas y aumenta la variedad de formas anfibias (Goniopholidae, Pholidosauridae). Durante el Cretácico persisten los Pholidosauridae y los Goniopholidae y se incorporan otras formas anfibio-continentales tales como los Dyrosauridae y los Trematochampsidae, y los marcadamente terrestres como los Notosuchia, los Gobiosuchidae y los Sebecosuchia (Kälin, 1955; Romer, 1966; Kuhn, 1968; Gasparini, 1971, 1972; Osmólska, 1972; Buffetaut, 1976 a, 1976 b). También durante el Cretácico se registran los primeros Eusuchia, único suborden al que pertenecen todos los cocodrilos actuales.

De las familias citadas una de las más peculiares es la de los Metriorhynchidae, grupo exclusivamente marino que vivió, de acuerdo al registro, desde el Jurásico medio al Cretácico inferior, en los mares cálidos que cubrían el actual continente europeo y aquellos de la parte occidental de América del Sur. Las modificaciones anatómicas, el ambiente en el que vivieron, el origen no dilucidado, sus complejas relaciones filogenéticas y su particular distribución geográfica plantea interesantes interrogantes. El objeto de este trabajo es presentar una síntesis de los tópicos mencionados, tratados en parte por la autora sobre la base del estudio de los Metriorhynchidae de América del Sur (Gasparini, 1973 a, b; Gasparini y Dellapé, 1976; Gasparini y Chong, 1977).

---

* División Paleontología Vertebrados. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. 1900 La Plata. Argentina.

Obra del Centenario del Museo de La Plata. Tomo V, de pág. 1 a 9.

1. CARACTERISTICAS ANATOMICAS

Los Metriorhynchidae eran cocodrilos longirrostros, con dientes agudos iguales o subiguales característicos de las formas piscívoras o filtrantes. Las narinas externas tenían posición dorsal, y las órbitas laterales estaban protegidas anteriormente por una expansión lateral de los prefrontales (carácter exclusivo de esta familia) y por un anillo esclerótico de placas dérmicas aparentemente articuladas. El cráneo, con grandes fenestras supratemporales como en todas las formas de rostro alargado. El cuello era corto al igual que en otros reptiles marinos (ictiosaurios) y la zona caudal larga y rígida (Abel, 1907). Los miembros anteriores se comportaban como órganos de equilibrio transformándose el radio, la ulna, el radial, el ulnar y aun el primer metacarpal en elementos discoidales (Fraas, 1902, Taf. VIII, Fig. 3); contrariamente los miembros posteriores, que conjuntamente con la cola eran los órganos propulsores, poseían todos sus elementos alargados (Fraas, op. cit., Taf. VIII, Fig. 9). Sobre el dorso del cuerpo, una aleta impar se continuaba en una caudal heterocerca hipocerca (Abel, 1907; Piveteau, 1928; Kälin, 1975). A pesar de la excepcional preservación de varios Metriorhynchidae europeos y sudamericanos, jamás se encontraron placas dérmicas asociadas, excepto las del anillo esclerótico. Se supone entonces que estos peculiares cocodrilos carecían de las placas óseas típicas de todos los Crocodilia. Precisamente la falta de placas dérmicas es un carácter diagnóstico para la clasificación de los Metriorhynchidae. Esta modificación debió favorecer los rápidos desplazamientos por cuanto habría aligerado el peso del cuerpo y evitado la fricción durante la natación.

Es probable que la suma de las modificaciones anotadas, básicamente la rigidez de la cola, la falta de protección del cuerpo que los tornaría vulnerables a los predadores terrestres, y la modificación de los miembros, les impidiera trasladarse a tierra para desovar. Los reptiles son ovíparos, pero aquellos que en la actualidad viven en condiciones límite son ovovivíparos (Neill, 1971). La ovoviviparidad se ha constatado en los ictiosaurios y pudo ser también la forma de reproducción de los Metriorhynchidae (Neill, 1971; Gasparini y Dellapé, 1976; Gasparini y Chong, 1977).

Las rocas portadoras de Metriorhynchidae en América del Sur indican mares someros, de baja energía, probablemente cuencas protegidas o parcialmente cerradas. Es probable que estos animales vivieran cerca de la costa alimentándose fundamentalmente de peces y quizás de invertebrados nectónicos.

2. ORIGEN DE LOS METRIORHYNCHIDAE

Los primeros Crocodilia provienen del Triásico superior y ellos son todos continentales. Son Protosuchia poco especializados que conservan características de sus ancestros tecodontes. En el Lías medio-superior o superior se registran los primeros cocodrilos marinos Teleosauridae (Kälin, 1955; Westphal, 1961; Antunes, 1967; Kuhn, 1968). En opinión de Antunes (1967) es difícil aceptar que durante el período de menos de 20 millones de años que medió entre el Triásico superior y el Lías medio-superior (Domeriano), se produjeran los cambios necesarios para una adaptación tan particular como lo es la vida en el mar, excepto que haya sido un proceso taquitélico, o que los primeros Mesosuchia, las formas marinas, no provengan de los Protosuchia hasta el momento conocidos.

En el norte de Chile se ha exhumado restos de muy probables Teleosauridae, más antiguos aun que los registrados en Europa. Ellos son restos muy fragmentarios provenientes de sedimentitas asignadas al Sinemuriano (Chong y Casamiquela, 1969; Chong y Gasparini, 1972, 1976). Es muy posible entonces que la transición de formas continentales a otras marinas se haya producido en el Lías inferior, quizás a partir de algún Protosuchia con tendencia a la vida estuariana, hasta el momento no registrado.

Si bien los Teleosauridae se especializaron a través del Dogger, a la vida en el mar, nunca alcanzaron el nivel logrado por los Metriorhynchidae. Los más antiguos Metriorhynchidae provienen del Caloviano inferior de Francia (Kuhn-Schneider, 1960; Wenz, 1968) y del Caloviano medio de Chile (Gasparini y Chong, 1977). En todos los casos se trata de especies de *Metriorhynchus* (Meyer, 1830), un género ya especializado al que no se lo puede suponer primitivo o en la base de los Metriorhynchidae. Teniendo en cuenta que el único grupo adaptado a la vida en el mar y antecesor en tiempo es el de los Teleosauridae, es probable que entre algunos de sus representantes del Dogger inferior se encuentre el antecesor estructural de los Metriorhynchidae. Otra posibilidad, aunque más remota, es que la relación Teleosauridae-Metriorhynchidae no haya sido directa, sino que hayan tenido un antecesor común en algún Protosuchia u otro Crocodilia primitivo aún desconocido.

3. UBICACION TAXONOMICA DE LOS METRIORHYNCHIDAE

Tradicionalmente se clasifica a los Crocodilia en tres subórdenes: Protosuchia (Triásico superior), Mesosuchia (Jurásico-Mioceno) y Eusuchia (Cretácico-Actualidad). Las pocas especies de Protosuchia registradas en distintas partes del mundo (véase Introducción) presentan caracteres anatómicos bastante uniformes por lo que su determinación a nivel subordinal es sencilla. También es simple a ese nivel la clasificación de los cocodrilos Eusuchia, a pesar de la gran cantidad y variedad de formas. Resulta compleja, en cambio, la ubicación sistemática de los cocodrilos que vivieron fundamentalmente durante el Jurásico y Cretácico, incluidos en su mayoría, en el suborden Mesosuchia. La adaptación de estos últimos a ambientes y a tipos de vida diferentes de los de un cocodrilo anfibio trajo como consecuencia una serie de modificaciones importantes que enmascaran los caracteres básicos que definen convencionalmente a los Mesosuchia. Ello ocurre fundamentalmente con cocodrilos con adaptaciones extremas, por ejemplo los exclusivamente marinos (Metriorhynchidae) considerados por su alto grado de especialización como un suborden aparte (Fraas, 1902; Mook, 1934; Romer, 1956; Kuhn, 1968), o aquellos con preferencia por una vida más terrestre (Baurusuchidae, Sebecidae) separados en el suborden Sebecosuchia (Simpson, 1937; Colbert y Mook, 1951; Kälin, 1955). Sin embargo, las familias citadas poseen los caracteres básicos que definen al suborden Mesosuchia (pubis excluido del acetábulo, vértebras ligeramente anfícélicas o antiplanas, paladar secundario con coanas entre palatinos y pterigoides). Cabe suponer entonces que fueron grupos que independientemente lograron el grado Mesosuchia; y su notable especialización es el argumento para incluirlos en diferentes infraórdenes (Gasparini, 1971, 1972).

Los Metriorhynchidae son, en consecuencia, Mesosuchia (Kälin, 1955; Wenz, 1968). Sin embargo, el grado de adaptación a la vida marina no comparable al de otros cocodrilos marinos (Teleosauridae) se tradujo en la adquisición de caracteres anatómicos pecualiares: la pérdida del exoesqueleto, la transformación de los miembros, especialmente los anteriores, la presencia de una aleta dorsal y otra caudal hipocerca. Estos caracteres justifican una separación mayor que la familiar y por tal motivo se propuso incluirlos en el infraorden Thalattosuchia (Gasparini, 1971, 1973 a).

4. LOS METRIORHYNCHIDAE SUDAMERICANOS

La mayor parte de los registros de Metriorhynchidae provienen de Europa (Deslongchamps, 1969-70; Andrews, 1913; Fraas, 1902; Kuhn-Schneider, 1960; Wenz, 1968; Mateer, 1974; véase síntesis en Mook, 1934; Mook y Borker, 1934; Kälin, 1955; Romer, 1956; Kuhn, 1968; Steel, 1971), los restantes del oeste de América del Sur (Gasparini, 1973 a; Gasparini y Dellapé, 1976; Gasparini y

Chong, 1977). Los ejemplares europeos son numerosos y algunos excepcionalmente preservados (Deslongchamps, 1869-70; Fraas, 1902; Andrews, 1913; Wenz, 1968; Mateer, 1974). Otros son sólo fragmentos de difícil o imposible determinación que no contribuyen a aclarar la sistemática básica, a su vez, para comprender los aspectos filogenéticos y de distribución geográfica. Precisamente sobre material fragmentario se determinó nuevos géneros y numerosas especies (véase síntesis en Kuhn, 1968). En este trabajo se consideran válidos sólo aquellos géneros fundamentados sobre material diagnóstico: *Metriorhynchus* Meyer, 1830, *Geosaurus* Cuvier, 1824 y *Dakosaurus* Quenstedt, 1856.

Metriorhynchus está registrado desde el Caloviano inferior (Kuhn-Schneider, 1960) hasta el Jurásico superior. Deslongchamps (1869-70) señaló que si bien la determinación de *Metriorhynchus* es sencilla, la caracterización de sus especies resulta particularmente compleja. Efectivamente, se ha recurrido a clasificaciones exclusivamente tipológicas (Fraas, 1902; Andrews, 1913; Wenz, 1968; Gasparini y Chong, 1977) pero que no reflejan algún tipo de relación interespecífica. Se desconoce, por ejemplo, aunque se descuenta que las hubo (Wenz, 1968), cuáles fueron las variaciones a nivel individual, por crecimiento o por diferenciación sexual, y ello limita indudablemente el conocimiento intra e interespecífico.

En sedimentitas asignadas al Caloviano medio de la provincia de Antofagasta, en el norte de Chile, se registró el más antiguo Metriorhynchidae de América del Sur: *Metriorhynchus casamiquelai* Gasparini y Chong, 1977. Es una especie (Lám. 1, A) de rostro proporcionalmente corto y cráneo grande, sin ningún tipo de ornamentación; con dientes cónicos y poderosos muy próximos entre sí. Con fenetras preorbitarias bien desarrolladas y narinas externas separadas parcialmente por la penetración posterior de los premaxilares. Se diferencia fundamentalmente de otras especies de *Metriorhynchus* por la sutura premaxilar-maxilar en forma de *M* (en las especies restantes tiene foma de *V*).

En rocas del Jurásico superior (Tithoniano, probablemente superior) en la cercanía de Malargüe, provincia de Mendoza (Argentina) se registró un interesante Metriorhynchidae: ? *Purranisaurus potens* Rusconi, 1948 (Gasparini, 1973 a). El material asignado no fue convenientemente preparado de manera que la mayor parte de los caracteres diagnósticos permanecen cubiertos por sedimento. Es una forma de cráneo ancho y rostro proporcionalmente corto y falta una ornamentación destacada. Los pocos dientes observables son pequeños y aparentemente muy separados entre sí. Kuhn (1968) incluye con dudas a *Purranisaurus* en la sinonimia de *Metriorynchus*. Es muy probable que se trate de *Metriorhynchus* pero tal como lo manifestara en un trabajo anterior (Gasparini, 1973 a) la imposibilidad actual de observar los caracteres primordiales, impide una definición.

Finalmente Leed (1908) menciona que Ameghino comunicó a Smith Woodward sobre la presencia de *Metriorhynchus brachyrhynchus* en el Jurásico superior de Neuquén. Ameghino (1934:310) sólo menciona "...restos del ictiosaurios y de cocodrilos de rostro muy delgado y prolongado (Teleosaurios)...". Se desconoce sobre qué material Ameghino habría fundamentado tal determinación; existen restos de otros Metriorhynchidae procedentes del Jurásico superior de Neuquén, aunque asignables a *Geosaurus* (formas de rostro "muy delgado y prolongado").

Las especies de *Geosaurus* provienen del Jurásico superior de Alemania (Fraas, 1902), Cretácico inferior de Francia (Piveteau, 1928) y Jurásico superior de Argentina (Gasparini y Dellapé, 1976). *Geosaurus* se diferencia de *Metriorynchus* por poseer un cráneo más gracil y un rostro más acuminado, con narinas dorsales no terminales y fundamentalmente separadas por un tabique óseo completo, producto de la expansión de los premaxilares. *Geosaurus* es más especializado que *Metriorhynchus* y uno de los caracteres que lo señala es pre-

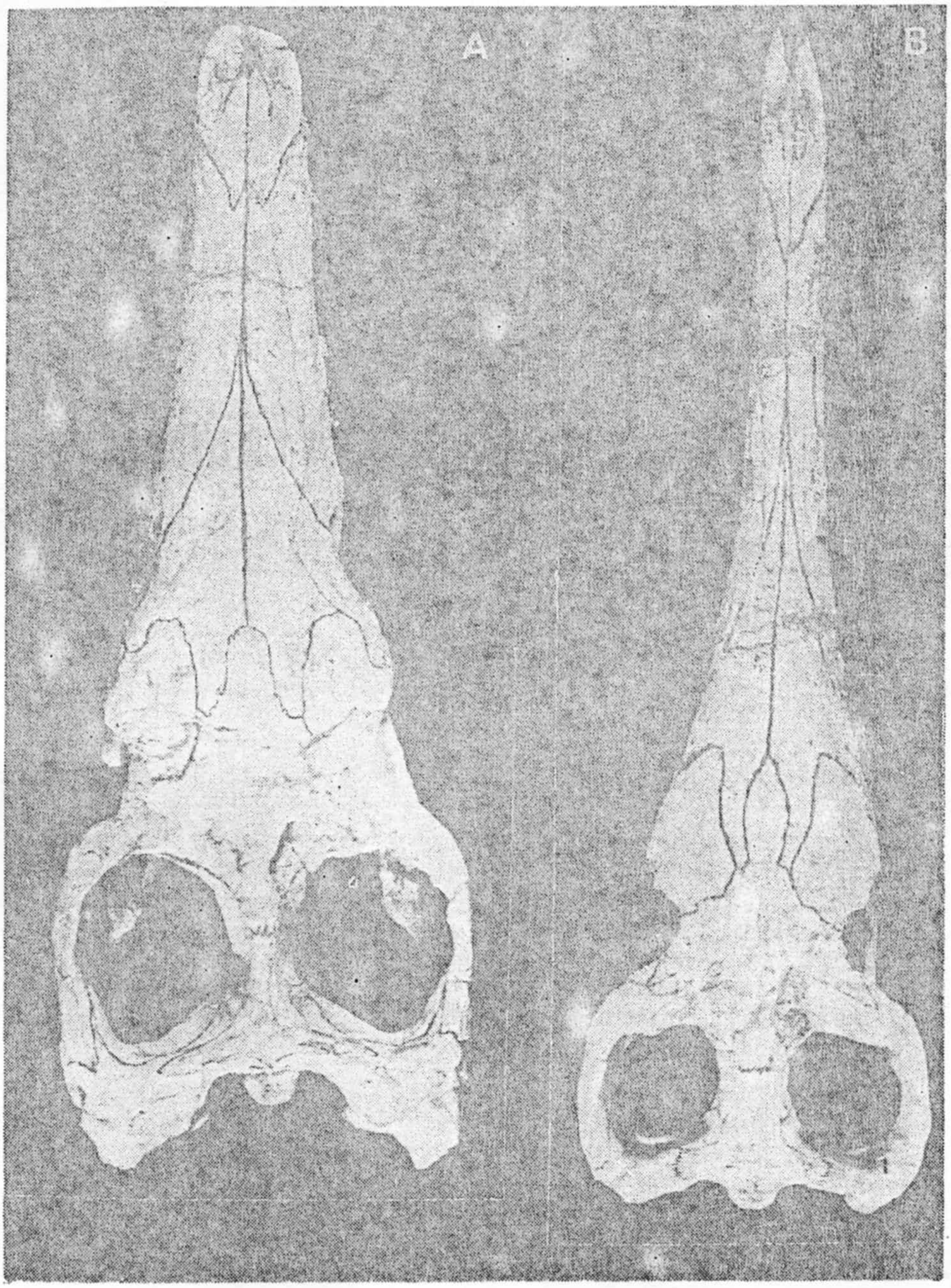

Lámina 1. A. Metriorhynchus casamiquelai Gasparini y Chong, 1977. Caloviano medio de Quebrada Sajasa, Sierra Moreno, provincia de Antofagasta, Chile. Aprox. × ¼. B. Geosaurus araucanesis Gasparini y Dellapé, 1976. Tithoniano inferior de Cerro Lotena, provincia del Neuquén, Argentina. Aprox. × 1/3.

cisamente el poseer un tabique nasal completo (esta adquisición es secundaria, ya que está formado por los premaxilares y no por los nasales; en *Metriorhynchus* es sólo incipiente). Es probable que *Geosaurus* descienda de alguna forma de *Metriorhynchus*. *Geosaurus araucanensis* Gasparini y Dellapé, 1976 (Lám. 1, B) proviene de rocas asignadas al Jurásico superior (Tithoniano) de Cerro Lotena en la provincia del Neuquén (Argentina). Las diferencias anatómicas entre la mejor especie conocida procedente de Europa, *Geosaurus suevicus* Fraas, 1902, del Jurásico superior de Alemania, con *Geosaurus araucanensis* son mínimas y sólo justifican una separación a nivel específico. Se trata evidentemente de especies muy próximas.

Dakosaurus es otro género registrado en el Jurásico superior de Alemania. Sus especies poseen el rostro corto y el cráneo en vista dorsal es triangular (Fraas, 1902). No se han registrado hasta el momento en América del Sur. Probablemente *Dakosaurus* descienda de algún *Metriorhynchus* de rostro corto.

5. DISTRIBUCION GEOGRAFICA

Los Metriorhynchidae han sido registrados únicamente en Europa (Alemania, Francia, Inglaterra, Italia) y en el oeste de América del Sur (Argentina, Chile). La presencia de *Metriorhynchus* en el Caloviano del norte de Chile y de *Geosaurus* en el Tithoniano de Neuquén, Argentina, con especies muy afines a aquellas registradas en sedimentitas de similar antigüedad en Europa, señala vinculaciones geográficas en condiciones ambientales semejantes. Las cálidas y poco profundas aguas del Mar de Tethys en su sector europeo debieron ser el ambiente propicio para la proliferación de estos cocodrilos. Tales condiciones se habrían extendido en el sector caribeano y prolongado por la costa occidental de la subplaca América del Sur-Africa, hasta la parte más austral de la Cuenca Andina. Estudios de fauna de invertebrados apoyan esta hipótesis (Kauffman, 1973; Enay, 1972; Hillebrandt, 1972; Westermann y Riccardi, 1976). Esta situación geográfico-ambiental habría permitido la dispersión de las distintas formas en uno y otro sentido, pero siempre sujetas a condiciones ambientales bien definidas.

En Chile, *Metriorhynchus casamiquelai* fue registrada en rocas ligeramente fétidas y margosas que indican ambientes reductores típicos de cuencas parcialmente cerradas. En Argentina *Geosaurus araucanensis* procede de rocas pelíticas laminadas que indican una sedimentación en un fondo poco o nada agitado, dotado de una circulación deficiente, en un mar epicontinental relativamente cálido (Gasparini y Dellapé, 1976).

AGRADECIMIENTOS

La autora deja constancia de su agradecimiento a la doctora Ana María Báez (Universidad de Buenos Aires), por la lectura crítica del manuscrito; al señor Luis Ferreyra (Museo La Plata), por las fotografías que ilustran el trabajo, y a la señora Jorgelina L. de Brandoni, por tipear el mismo.

BIBLIOGRAFIA

ABEL, O. 1907. — Der Anpassungstypus von *Metriorhynchus*. *Centralb. Min. Geol. Pal.*: 225-235.

AMEGHINO, F. 1910. — Geología, paleogeografía, paleontología y antropología de la República Argentina. Diario *"La Nación"*, Publ. del Centenario: 174-180. Reproducido en Obras Completas y Correspondencia Científica de Florentino Ameghino. 1934, **18**: 299-355. Buenos Aires.

ANDREWS, CH. 1913. — A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay. Part. II. *Brit. Mus. Nat. Hist.*: 1-206.

ANTUNES, M. T. 1967. — Sur quelques caractères archaiques des crocodiliens, a propos d'un Mésosuchien du Lias supérieur de Tomar (Portugal). Remarques sur l'origine des Crocodilia. Probl. Act. de Paléontologie (Evolution des Vertébrés). *Coll. Inter. Cent. Nat. Recher. Scient.*, 163: 409-414.

BONAPARTE, J. 1967. — Dos nuevas "faunas" de reptiles triásicos de Argentina. *I Simp. Gondwana*. Mar del Plata 1967: 287-305.

— 1970. — Annotated list of the South American Triassic Tetrapods. *Second Gondwana Symposium*. South Africa 1970, Proc. and. Pap.: 665-682.

— 1971. — Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior). I Parte. *Opera Lillona*, 22: 1-183.

— 1972. — *Pedeticosaurus leviscuri* van Hoepen, a probable protosuchian. *Navors. Nas. Mus. Bloemfonteim*, 2 (10): 301-305.

BROOM, R. 1904. — On a new crocodilian genus *(Notochampsa)* from the upper Stormberg beds of Sout Africa. *Geol. Mag.*, 1 (436): 582-584.

BROWN, B. 1933. — An ancestral crocodile. *Amer. Mus. Novit.*, 638: 1-4.

BUFFETAUT, E. 1976 a. — Sur la répartition geographique hors d'Afrique des Dyrosauridae, crocodiliens mésosuchiens du Crétacé terminal et du Paléogene. *C. R. Acad. Sc.* Paris, 283, Ser. D: 487-490.

— 1976 b. — Ostéologie et affinités de *Trematochapsa taqueti* (Crocodylia, Mesosuchia) du Sénonien inférieur d'in Beceten (République du Niger). *Geobios* 9 (2): 143-168.

CHONG, G. y CASAMIQUELA, R. 1969. — Informe sobre los vertebrados del Jurásico de la Cordillera de Domeyko. *Inst. Invest. Giol.* Chile (inédito).

CHONG, G. y GASPARINI, Z. B. 1972. — Presencia de Crocodilia marinos en el Jurásico de Chile. *Rev. Asoc. Geol. Argent.*, 27 (4): 406-409.

— 1976. — Los vertebrados mesozoicos de Chile y su aporte geo-paleontológico. *Actas VI Congr. Geol. Argent.* Bahía Blanca 1975, 1: 45-67.

COLBERT, E. 1973. — Continental drift and the distributions of fossil reptiles. En *Implications of Continental Drift to the Earth Science* Ed. D. H. Tarling y S. K. Runcorn, Academic Press., 1: 395-412.

COLBERT, E. y MOOK, CH. 1951. — The ancestral crocodilian *Protosuchus*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 97 (3): 147-182.

COX, C. B. 1973. — The distribution of Triassic terrestrial tetrapods. En *Implications of Continental Drift to the Earth Sciences*. Ed. D. H. Tarling y S. K. Runcorn, Academic Press, 1: 369-371.

DESLONGCHAMPS, E. 1869-1870. — Note sur les reptiles fossiles appartenant à la famille des Téléosauriens dont les débris on été recueillis dans les assies jurassiques de la Normandie. *Bull. Soc. Géol. France*, Ser. 2, 27: 299-351.

ENAY, R. 1972. — Paleobiogeographie des ammonites du Jurassique terminal (Tithonique/ Volgien/ Portlandien s.l.) et mobilite continentales *Geobios* (5) fasc. 4: 355-407.

FRAAS, E. 1902. — Die Meer-Crocodilier (Thalattosuchia) des oberen Jura unter specieller Berüksichtigung von *Dacosaurus* and *Geosaurus*. *Palaeontographica*, 49: 1-72.

GASPARINI, Z. B. 1971. — Los Notosuchia del Cretácico de América del Sur como un nuevo Infraorden de los Mesosuchia (Crocodilia). *Ameghiniana*, 8 (2): 83-103.

— 1972. — Los Sebecosuchia (Crocodilia) del territorio argentino. Consideraciones sobre su "status" taxonómico. *Ameghiniana*. 9 (1): 23-34.

— 1973 a. — Revisión de ? *Purranisaurus potens* Rusconi, 1948 (Crocodilia, Thalattosuchia). Los Thalattosuchia como un nuevo Infraorden de los Crocodilia. *Actas V Congr. Geol. Argent.* Carlos Paz 1972, 3: 423-431.

— 1973 b. — Revisión de los Crocodilia (Reptilia) fósiles del territorio argentino. Su evolución, sus relaciones filogenéticas, su clasificación y sus implicancias estratigráficas. Tesis Doctoral. Univ. Nac. La Plata. Facult. Cienc. Nat. y Mus. (inédita).

GASPARINI, Z. B. y DELLAPÉ, D. 1976. — Un nuevo cocodrilo marino (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) de la Formación Vaca Muerta (Jurásico, Tithoniano) de la provincia de Neuquén (República Argentina). *I. Congr. Geol. Chileno*. Santiago 1976, 1: C 1- C 21.

GASPARINI, Z. B. y CHONG, G. 1977. — *Metriorhynchus casamiquelai* n. sp. (Crocodilia, Thalattosuchia), a marine crocodile from the Jurassic (Callovian) of Chile, South America. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 153 (3): 341-360.

HILLEBRANDT, A. v, 1972. — Sobre la bioestratigrafía y la fauna de ammonites del Jurásico de América del Sur (especialmente de Chile). *Depto Geol., Univer. Chile*, Publ. 39: 1-50.

HUENE, F. v, y MAUBEUGE, P. 1952. — Sur quelques restes de reptiles du Lias de Jeandelaincourt (Meurthe-et-Moselle). *Bull. Soc. Géol. France*, sér. 6, 2 (1-3): 13-17.

KÄLIN, J. 1955. — Crocodilia. En *Traité de Paléontologie*. Ed. J. Piveteau. Masson et Cie, Paris, 5: 695-784.

KAUFFMAN, E. 1973. — Cretaceous Bivalvia. En *Atlas of Palaeobiography*. Ed. A. Hallam. Elsevier Scient. Publ., 352-383. New York.

KERMACK, K. 1953-54. — An ancestral crocodile from South Wales. *Proc. Linn. Soc. London*, Session 166: 1-2.

KUHN, O. 1968. — *Die Vorzeitlichen Krokodile*. Verlagoeben-München: 124 pp.

KUHN-SCHNYDER, E. 1960. — Ein Schädelfragment von *Metriorhynchus* aus dem unteren Callovien von La Voulte-sur-Rhône (Ardèche-France). *Eclog. Geol. Helvet.*, 53 (2): 793-804.

MATEER, N. 1974. — Three mesozoic crocodiles in the collections of the Palaeontological Museum, Uppsala. *Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala*, N.S. 4 (4): 53-72.

MOOK, CH. 1934. — The evolution and classification of the Crocodilia. *Jour. Geol.*, 42 (3): 295-304.

MOOK, CH. y BORKEL, L. 1934. — The Deslongchamps publications on fossil crocodiles. *Amer. Mus. Novit.*, 701: 1-7.

NASH, D. 1968. — A crocodile from the Upper Triassic of Lesotho. *Jour. Zool.*, 156: 163-179.

NEILL, W. 1971. — *The last of the ruling reptiles. Alligators, Crocodiles and their kin*. Columbia Univer. Press, 486 pp. New York-London.

OSMÓLSKA, H. 1972. — Results of the Polish-Mongolian Palaeontological Expeditions Part. IV. Preliminary note on a crocodilian from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologica Polonica*, 27: 43-47.

PIVETEAU, J. 1928. — Etudes sur quelques Amphibiens et Reptiles fossiles. *Ann. Paléont.*, 17: 23-47.

ROMER, A. 1956. — *Osteology of the Reptiles*. The Univ. Chicago Press, :772 pp. Chicago.

— 1966. — *Vertebrate Paleontology*. The Univ. Chicago Press, :468 pp. Chicago.

RUSCONI, C. 1948. — Nuevo plesiosaurio, pez y langosta de mar jurásicos de Mendoza. *Rev. Mus. Hist. Nat.*, 2: 3-12.

SIMPSON, G. 1937. — New reptiles from the Eocene of South America. *Amer. Mus. Novit.*, 927: 1-3.

STEEL, R. 1971. — Crocodylia. En *Handbuch der Paläoherpetologie*. Ed. O. Kuhn. Teil 16, München.

WENZ, S. 1968. — Contribution a l'etude du genre *Metriorhynchus*. Crane et moulage endocranien de *Metriorhynchus superciliosus*. *Ann. Pal.* (Vertébrés), 54 (2): 149-183.

WESTERMANN, G. y RICCARDI, A. 1976. — Middle Jurassic amonite distribution and the affinities of the Andean faunas. *I Congres. Geol. Chileno*. Santiago 1976, 1: C 23-C 31.

WESTPHAL, F. 1961. — Zur Systematik der deutschen und englischen Lias-Krokodilier. *N. Jb. Geol. Paläont.*, Abh. 113 (2): 207-218.